第 37 卷第 4 期　　生　态　学　报　　Vol.37,No.4
2017 年 2 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Feb.,2017

DOI: 10.5846/stxb201610262181
韩东洺,张喜洋,庞秋颖,阎秀峰.萌芽菊芋块茎对盐碱土壤胁迫的生理响应.生态学报,2017,37(4):1244-1251.
Han D M, Zhang X Y, Pang Q Y, Yan X F.Physiological response of sprouting Jerusalem artichoke tubers to saline-alkali stress.Acta Ecologica Sinica, 2017,37(4):1244-1251.

萌芽菊芋块茎对盐碱土壤胁迫的生理响应

韩东洺,张喜洋,庞秋颖*,阎秀峰
东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心,东北油田盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室,哈尔滨　150040

摘要:土壤盐碱化是影响全球农业生产和生态环境的重要问题。在农田、轻度盐碱草地和重度盐碱草地设置样地以块茎种植菊芋,次年 5 月块茎萌发阶段取块茎样品测定丙二醛、游离脯氨酸、可溶性糖含量以及抗氧化酶活性并进行蛋白质组学分析,分析了萌芽菊芋块茎对盐碱土壤胁迫的生理响应。0—20 cm 土层的电导率(表征土壤可溶盐含量)表明从农田到轻度、重度盐碱草地土壤盐碱胁迫逐渐增强,丙二醛含量变化反映出菊芋块茎受害程度逐渐增加,并且基于游离脯氨酸的渗透调节能力也在逐渐增强。蛋白质组学分析结果显示与遗传信息加工相关的差异蛋白数量最多(占 28.75%)且多为表达上调,意味着 DNA 复制和转录、蛋白质合成和折叠的相关蛋白在响应盐碱胁迫中发挥关键作用。碳水化合物及多糖代谢(占 15%)、氨基酸代谢(占 11.25%)以及能量代谢(占 7.5%)相关的差异蛋白数量也较多,说明调节物质代谢平衡在萌芽菊芋块茎应对盐碱土壤胁迫过程中有重要作用。这些结果为揭示萌芽菊芋块茎适应盐胁迫的生理机制奠定了基础。

关键词:菊芋;萌芽块茎;生理响应;盐碱土壤

Physiological response of sprouting Jerusalem artichoke tubers to saline-alkali stress

HAN Dongming, ZHANG Xiyang, PANG Qiuying*, YAN Xiufeng
Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration in Oil Field, Ministry of Education, Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University, Harbin 150040, *China*

Abstract: Soil salinization is one of the most common abiotic stresses affecting plant growth and is becoming an important issue, owing to its impact on agricultural production and the environment. Saline-alkali soil is becoming particularly widespread and may cover more than 50% of all arable lands by the year 2050. The combination of soil salinization and high pH conditions represents a major impediment for plant growth and crop productivity. The study area was a typical alkalinized grassland in northeastern China. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) is an annual flowering plant that has been cultivated as a vegetable, fodder crop, and bioenergy material in many countries, owing to its high levels of polysaccharides, especially inulin. The ability to survive in the saline-alkali soils of semiarid areas is one of the most important characters of Jerusalem artichoke. Jerusalem artichoke tubers were sown in farmland, light saline-alkali, or severe saline-alkali soil and sprouting tubers were collected from the sample in May of the following year. The malondialdehyde, free proline, and soluble sugar contents, antioxidant enzyme activity, and protein profile were quantified, in order to assess the physiological response of Jerusalem artichoke to saline-alkali stress. The soil electrical conductivity (0-20 cm) indicated that the soluble salt contents of the three soil types were significantly different, with the lowest soluble salt content in the farmland soil and the greatest content in the severe saline-alkali soil. With increasing soluble salt content, the

基金项目:国家自然科学基金项目(31470467)
收稿日期:2016-10-26;　　**修订日期**:2017-01-05

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: qiuying@ nefu.edu.cn

malondialdehyde content increased, obviously indicating higher levels of stress, and increased free proline content indicated that Jerusalem artichoke could enhance its resistance to salt stress *via* osmotic adjustment. To investigate the proteomic response of the sprouting tubers to saline-alkali stress, two-dimensional gel electrophoresis (2-DE) gels from three biological experiments were analyzed. Then, using ImageMaster 2D Platinum Software, we identified more than 1000 highly reproducible protein spots on the coomassie brilliant blue (CBB)-stained 2D gels. A total of 80 differentially expressed proteins were successfully identified using MALDI-TOF/TOF analysis, according to the peptide matching results provided by MASCOT. Among these proteins, 42 were detected in the sprouting *H. tuberosus* tubers from the light saline-alkali soil and 38 of the proteins accumulated differentially in the tubers grown in the severe saline-alkali soil. KEGG pathway analysis attributed these proteins to eleven different metabolic pathways, which included carbohydrate and polysaccharide metabolism (15%), energy metabolism (7.5%), genetic information processing (28.75%), amino acid metabolism (11.25%), nucleotide metabolism (2.5%), biosynthesis of secondary metabolites (3.75%), signal transduction (17.5%), transport and catabolism (2.5%), cell motility (2.5%), and unknown (8.75%). The differentially expressed proteins were mainly involved in genetic information processing, which might indicate that the regulation of proteins involved in DNA replication, transcription, protein synthesis, and protein folding are responsive to saline-alkali stress and play a pivotal role in salinity tolerance. Carbohydrate, energy, and amino acid metabolism-related proteins constituted one-third of the differentially expressed proteins, which suggests that metabolism homeostasis is important for the survival of seedlings exposed to saline-alkali stress. These findings provide new insight into the underlying molecular mechanisms of saline-alkali resistance in Jerusalem artichoke.

Key Words: Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*); sprouting tubers; physiological response; alkaline soil

土壤盐碱化是影响全球农业生产和生态环境的重要问题。目前盐碱地约占地球陆地面积的 25%,有研究预测到 2050 年全球盐碱化耕地的比例可能达到 50%[1]。筛选培育耐盐碱植物、提高各类作物和绿化植物的耐盐碱能力,是应对全球土壤盐碱化的有效途径。

菊芋(*Helianthus tuberosus*)是菊科(Compositae)向日葵属的草本植物,因生物量大、块茎富含菊糖(inulin)而在饲料、食品、生物炼制乃至生物能源方面受到重视,同时由于耐寒、耐旱、耐贫瘠的生物生态学特性,在沙漠治理和水土保持方面体现出良好的生态价值。2004 年,尝试将菊芋引入松嫩盐碱草地,发现菊芋可以在中度盐碱程度的退化草地上自然生长。经过进一步的选育,耐盐碱能力强的品系可以在重度盐碱程度的退化草地上生长并结出块茎[2]。菊芋主要靠块茎繁殖,通过种子也能获得实生苗,但即使在中度盐碱程度的退化草地上,播种菊芋种子也难以成苗。进一步的控制实验结果表明,块茎可以较种子适应更强的盐碱胁迫而萌芽成苗,而且由块茎萌芽而成的幼苗对盐碱胁迫的耐性也强于由种子获得的实生苗(待发表)。一般认为,块茎储存的丰富养分应该是这种优势的重要原因,不过同样以块茎储存养分的马铃薯并不具有菊芋般的耐盐碱能力,菊芋块茎萌芽成苗的过程可能存在着适应盐胁迫环境的特殊生理机制。

近十余年,结合菊芋生态适应性及劣质土地利用,菊芋盐胁迫生理生态学研究陆续开展,并以国内工作为主。南京农业大学和中国科学院烟台海岸带研究所的两个研究团队以滨海盐渍土地利用和海水灌溉为背景研究了盐胁迫下菊芋不同生态型、品系的生理响应和耐盐机理[3-20]。不过,菊芋耐盐生理机制研究中对块茎的重要作用重视不够,尤其是没有关注块茎萌芽成苗这个重要阶段。因此,将系统解析盐胁迫下菊芋块茎萌芽成苗的生物学过程,揭示菊芋块茎萌芽成苗阶段适应盐胁迫的生理机制。

1　材料与方法

1.1　研究地点自然概况

研究地点位于黑龙江省肇东市太平乡太平村的肇东市锦原牧业有限公司生态试验站内(45°54′ N,125°

55′ E),地势平坦,平均海拔 143.78 m。该区域属于寒温带干旱季风气候,春季多风少雨,夏季酷热多雨,秋季凉爽,冬季寒冷干燥。区内年均降水量 400—500 mm,年均气温 3.1℃,年积温 2700℃左右,无霜期 135—145 d。

1.2 样地设置及样品采集

根据地上植被状况和土壤盐碱程度设置轻度盐碱草地、重度盐碱草地 2 个样地,并在相邻的农田中设置对照样地。2013 年 5 月,将筛选的菊芋品系以块茎分别播种在农田、轻度盐碱草地、重度盐碱草地样地上。2014 年 5 月块茎萌发阶段,挖取菊芋块茎,清洗,鲜样用于丙二醛、脯氨酸、可溶性糖含量及抗氧化物酶活性的测定,5 株重复。对应取样-80℃冰箱保存,用于后期的蛋白质组学分析。同时挖取土壤样品,每样地 5 个样点,深度 30 cm,每 10 cm 一层,清杂后自然风干、磨细、过 1 mm 及 0.25 mm 孔径土壤筛,用于土壤化学性质分析。

1.3 土壤化学性质分析

土壤溶液的电导率(表征土壤可溶盐含量)用 DDS-307 型电导率计测定,pH 值用 pHS-3C 型 pH 计测定,双指示剂滴定法测定 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 含量,原子分光光度计测定 Na^+、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 含量,离子色谱法测定 SO_4^{2-} 和 Cl^- 含量[21]。

1.4 菊芋块茎样品分析

菊芋块茎样品称鲜重(M1)后 110℃杀青、80℃烘干至恒重(M2),按$(M1-M2)\times100/M1$ 计算相对含水量(%)。丙二醛含量采用费伟等的方法[22]测定,游离脯氨酸含量采用刘爱荣和赵可夫的方法[23]测定,可溶性糖含量采用张志良和瞿伟菁的方法[24]测定,抗氧化酶(超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶、过氧化物酶)活性参照夏天翔等的方法[25]测定。

菊芋块茎蛋白质组学分析按本实验室建立的方法[26]进行。蛋白质样品经双向电泳分离后,以 Image Scanner III 扫描仪扫描凝胶获得图像,使用凝胶图像分析软件 Imagemaster 2D(版本 7.0)对蛋白质点进行识别、匹配和定量分析,以 $P<0.05$ 和 ratio≥1.5 为筛选参数对差异表达蛋白质点进行标记。差异点经 MALDI-TOF/TOF MS(Applied Biosytems/MDS Sciex, USA)分析得到肽指纹图谱,通过 MASCOT 搜索引擎(http://www.matrixscience.com)并结合 NCBI 数据库 BLAST 搜索(http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/)获得蛋白质信息,依据 KEGG(http://www.genome.jp/kegg/kegg2.html)数据库以及相关文献对已鉴定的差异蛋白质进行功能注释和分类。

1.5 数据统计

使用 SPSS Statistics v17.0 软件进行分析统计,并利用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同数据组间的差异。

2 结果与分析

2.1 样地土壤化学性质比较

采用土壤溶液的电导率来表征可溶性盐的含量。在 0—10 cm 土层,农田样地土壤的电导率显著低于轻度和重度盐碱草地,而后两者相近;在 10—20 cm 和 20—30 cm 土层,则是农田和轻度盐碱草地样地土壤的电导率相近,并显著低于重度盐碱草地。由于菊芋块茎及根系主要分布于 0—20 cm 土层,因此计算了 0—10 cm 和 10—20 cm 土层土壤电导率的平均值。可以看出,从农田到轻度盐碱草地、再到重度盐碱草地,土壤的电导率渐次增高(图 1)。

土壤 pH 值在 0—10 cm 土层差异较大,农田土壤显著低于盐碱草地土壤,而在 10—20 cm 和 20—30 cm 土层差异不明显(图 1)。测定了 Na^+、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、CO_3^{2-}、HCO_3^-、SO_4^{2-}、Cl^-含量,含量较高的 Na^+、HCO_3^-、CO_3^{2-} 表现出与电导率类似的趋势。

2.2 萌芽菊芋块茎的生理变化比较

丙二醛是膜脂过氧化的产物,植物在胁迫状况下会加剧膜脂过氧化程度,因而丙二醛含量通常作为衡量

图 1　样地土壤的电导率和 pH 值

Fig.1　Electrical conductivity and pH of soil in sampling plot

植物在逆境下受害程度的指标。由图 2 丙二醛含量的变化可以看出,与农田相比,盐碱草地中的菊芋块茎受害程度增加,而且随盐碱胁迫程度增强而加剧。

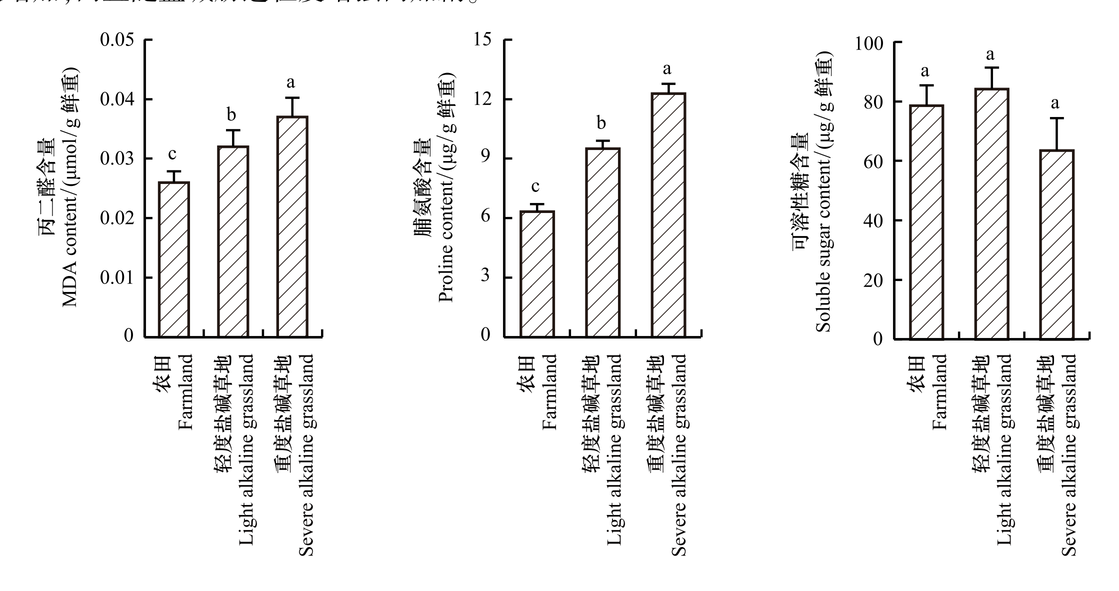


图 2　萌芽菊芋块茎的丙二醛、游离脯氨酸和可溶性糖含量

Fig.2　Content of malonaldehyde (MDA), free proline and soluble sugar in sprouting Jerusalem artichoke tubers

萌芽菊芋块茎中的游离脯氨酸含量与丙二醛含量有着相同的变化趋势,表明盐碱草地中的菊芋块茎在萌芽过程中利用脯氨酸进行渗透调节来应对土壤盐分造成的盐胁迫及水分胁迫,而可溶性糖含量没有显著差

异,说明可溶性糖类在这个过程中没有作为主要的渗透调节物质而起作用(图 2)。植物在盐胁迫、水分胁迫等逆境下常在组织、细胞内发生氧化胁迫,一些抗氧化酶类的活性也会随之变化,以尽量清除过量的活性氧而维持平衡的氧化还原状态。检测了萌芽菊芋块茎的超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶、过氧化物酶活性,在农田、轻度盐碱草地、重度盐碱草地样地中有些差异,但规律并不明显(图 3)。

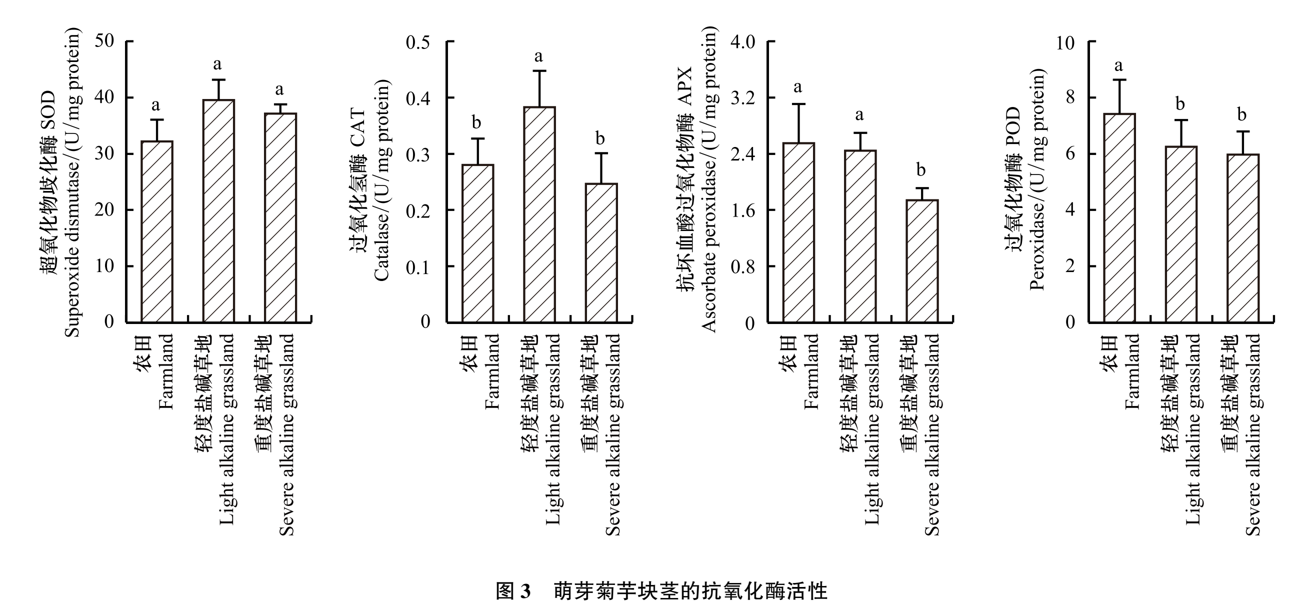


图 3 萌芽菊芋块茎的抗氧化酶活性

Fig.3 Antioxidant enzyme activity in sprouting Jerusalem artichoke tubers

2.3 萌芽菊芋块茎的蛋白质组学分析

提取了萌芽菊芋块茎的可溶性蛋白质进行蛋白质组学分析,将轻度、重度盐碱草地样地中的菊芋分别与农田样地的进行比较,选取统计学上有显著差异($P<0.05$)并且蛋白质含量变化 1.5 倍以上(Ratio≥1.5)的差异蛋白进行质谱鉴定和功能注释。相比于农田样地,轻度盐碱草地样地中的菊芋块茎鉴定出 42 个差异蛋白(27 个表达上调、15 个表达下调),重度盐碱草地样地中的菊芋块茎鉴定出 38 个差异蛋白(18 个表达上调、20 个表达下调)(图 4)。按照 NCBI 检索的功能分类,这些差异蛋白涉及到碳水化合物及多糖代谢(占总数的 15%,下同)、能量代谢(7.5%)、遗传信息加工(28.75%)、氨基酸代谢(11.25%)、核苷酸代谢(2.5%)、次生代谢产物合成(3.75%)、信号转导(17.5%)、转运与分解代谢(2.5%)、细胞运动(2.5%)以及未解功能(8.75%)等 11 个类群。

与遗传信息加工相关的差异蛋白质点共鉴定出 23 个。其中,轻度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的差异蛋白如蛋白二硫化物异构酶(protein disulphide isomerase, 504)、参与氨酰-tRNA 生物合成的氨酰-tRNA 合成酶(aminoacyl-tRNA synthetase, 1847)、二磷酸核酮糖羧化酶结合蛋白(rubisco subunit-binding protein, 1866)、热休克蛋白(heat-shock protein, 1870)、参与肽酰-tRNA 从核糖体 A 点向 p 点转移的延长因子 EF-2(elongation factor EF-2, 1893)等均表达上调,而重度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的差异蛋白,参与调节核糖核酸酶活性的甲基转移酶(dimethyl menaquinone methyltransferase, 1486)、促分裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, 1537)、参与内质网上蛋白加工与 MAPK 信号途径的内质网结合蛋白(ER binding protein, 1558)等表达上调,凝集素(lectin, 11, 1208)则表达下调。

与碳水化合物及多糖代谢相关的差异蛋白质点鉴定出 12 个。轻度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的差异蛋白,参与糖酵解途径的烯醇化酶(enolase, 854)、参与戊糖磷酸途径的 6-磷酸葡糖酸内酯酶(6-phosphogluconolactonase, 1792)、催化碳从磷酸酮糖转移到磷酸醛糖的转酮醇酶(transketolase, 1784)、分解蔗糖生成低聚果糖和葡萄糖的果糖基转移酶(1 F-fructosyltransferase, 1150, 1181)等表达上调,乙酰转移酶(acetyl-CoA acetyltransferase, 1460)则表达下调。重度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的差异蛋白,参与糖酵解途

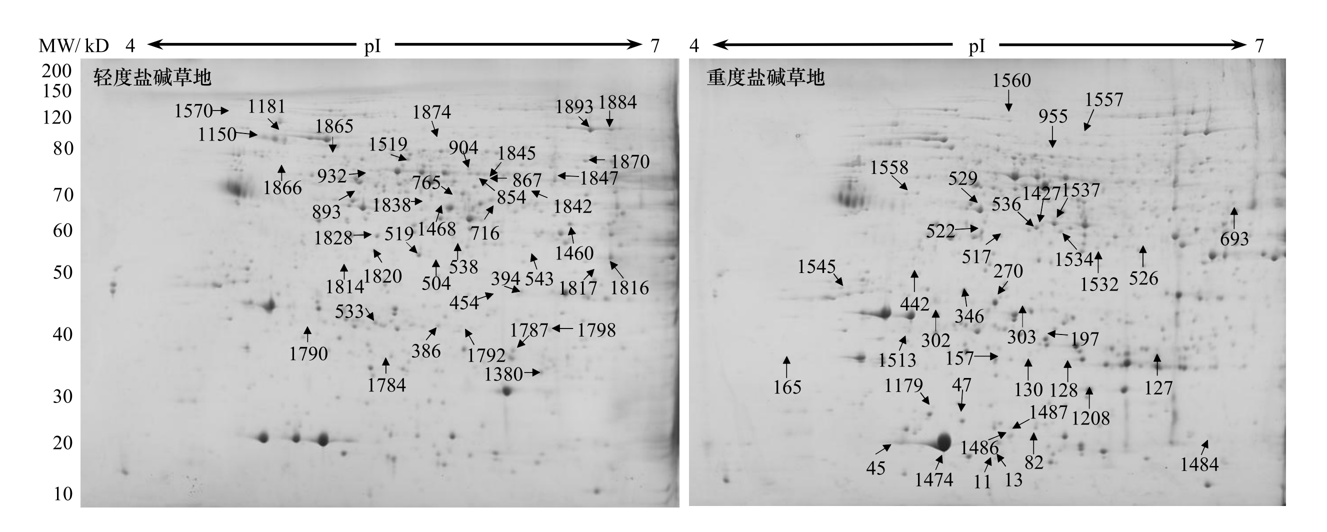


图 4　盐碱草地样地中萌芽菊芋块茎相较于农田样地的蛋白差异点

Fig.4　Differentially expressed proteins in the sprouting Jerusalem artichoke tubers from alkaline grassland compared with growth in farmland

径的磷酸甘油酸变位酶(phosphoglyceratemutase, 955)、参与三羧酸循环途径的苹果酸脱氢酶(malic enzyme, 1557)表达上调,乙醇脱氢酶(alcoholde hydrogenases, 693)表达下调。

与氨基酸代谢相关的差异蛋白质点 9 个。轻度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的差异蛋白,参与催化丝氨酸和半胱氨酸与胱硫醚之间反应的半胱氨酸合酶(cysteine synthase, 1814)、催化甲硫氨酸合成的甲硫氨酸合成酶(methionine synthase, 1884)表达上调,转移烷基或芳基以及甲基以外基团的腺苷蛋氨酸合酶(adenosylmethionine synthase, 1468)表达下调。重度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的精氨酸酶(arginase, 1532)表达上调。

与能量代谢相关的差异蛋白质点 6 个。轻度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的 ATP 合酶(ATP synthase, 932)表达上调,而重度盐碱草地中菊芋块茎鉴定出的差异蛋白质如参与植物呼吸作用的氧化还原酶(oxidoreductase, 517)和醌氧化还原酶(quinone oxidoreductase, 522)、ATP 合成酶(ATP synthase, 1179)表达则全部下调。

与环境响应信号转导相关的蛋白 14 个。在轻度盐碱草地土壤生长条件下,菊芋块茎中生长素诱导蛋白(auxin induced protein,538、543)表达量下调。在重度盐碱草地土壤生长条件下,菊芋块茎中脱水蛋白(dehydrin,128、157、197、303、346、1487)表达量上调。

3 个可能与次生代谢产物合成相关的差异蛋白质点(predicted protein,1790、1798、1513)表达量都上调。2 个核苷酸代谢相关的差异蛋白质点核糖核酸酶(vitis vinifera ribonuclease 13、1474)在轻度盐胁迫下表现出不同的变化趋势。2 个转运与分解代谢相关的差异蛋白质点(plastidic glucose transporter,1842)、(hypothetical protein,867)在轻度盐胁迫下表达量显著上调。2 个细胞运动相关蛋白(actin,1828)、(beta tubulin,1545)表达量也显著上调。7 个未知功能的蛋白与植物盐碱胁迫的关系还有待进一步研究。

3　讨论

从 0—20 cm 土层的电导率(表征土壤可溶盐含量)看,所设置样地从农田到轻度、再到重度盐碱草地,基本上形成了一个盐碱胁迫逐渐增强的土壤环境(图 1),丙二醛含量的变化也反映出菊芋块茎的受害程度逐渐增加,并且基于游离脯氨酸的渗透调节能力也在逐渐增强(图 2)。遗憾的是,在蛋白质组学分析结果的差异蛋白中,并未发现与渗透调节物质代谢相关的酶类。

蛋白质组学分析结果中,数量最多的差异蛋白是与遗传信息加工相关的类群(28.75%),而且多为上调表达,这意味着萌芽菊芋块茎对盐胁迫的响应与应对是从基因表达水平开始的。差异蛋白数量较多的类群接下

来是碳水化合物及多糖代谢(占 15%)、氨基酸代谢(占 11.25%)以及能量代谢(占 7.5%),说明调节物质、能量代谢平衡在萌芽菊芋块茎应对盐碱土壤胁迫过程中有重要作用。

蛋白质的合成机制在植物适应非生物胁迫的过程中发挥重要作用。翻译延伸因子是蛋白合成过程中必不可少的组成部分,它们通过在核糖体上催化氨基酸链的延伸而推动、控制蛋白质的合成[27]。根据结果推测,在盐碱胁迫过程中氨基酰 tRNA 合成酶和延长因子 EF-2 的表达量增加,以维持蛋白质合成的正常运作。

热激蛋白(Hsp)通过保持其他蛋白质的完整性和促进重要的细胞酶在细胞间的运输在植物抗渗透胁迫过程中发挥重要作用。在本研究中,Hsp 的表达量受盐胁迫诱导显著上调,可能参与协助蛋白的正常折叠、膜间转运,以及受损蛋白的降解及清除等。

植物通过糖酵解、丙酮酸代谢与三羧酸循环之间复杂的代谢途径为植物体提供能量。本实验中,在轻度盐碱草地土壤生长条件下,菊芋块茎中参与糖酵解途径的烯醇化酶表达量显著上调,在重度盐碱草地土壤生长条件下,参与糖酵解途径的磷酸甘油酸变位酶表达量也显著上调。燕麦根[28]和水稻[29]在响应盐胁迫的研究中,也发现了同样的结果。参与磷酸戊糖途径的6-葡糖磷酸内酯酶、转酮醇、参与三羧酸循环(TCA)的线粒体苹果酸脱氢酶在盐碱土壤胁迫条件下表达量上调。在菊芋块茎萌芽阶段,菊芋块茎的能量代谢发生了改变,这些与能量代谢相关的蛋白不同程度的表达量变化,表明盐碱土壤中的菊芋块茎可能调节能量代谢途径,为菊芋块茎萌芽成苗提供更多的能源物质。菊芋块茎果糖基转移酶的表达丰度上调,与此前在盐胁迫下小麦茎秆中通过果糖基转移酶促进更多低聚果糖的生产来维持植物体内的渗透势的结果相一致[30]。

参考文献(References):

[1] Wang W X, Vinocur B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. Planta, 2003, 218(1): 1-14.

[2] 阎秀峰, 李一蒙, 王洋. 改良松嫩盐碱草地的优良植物——菊芋. 黑龙江大学: 自然科学学报, 2008, 25(6): 812-816.

[3] 隆小华, 刘兆普, 刘玲, 陈铭达, 郑青松. 不同浓度海水胁迫对菊芋幼苗生长发育及磷吸收的影响. 植物研究, 2004, 24(3): 331-334.

[4] 刘兆普, 邓力群, 刘玲, 綦长海, 陈铭达, 夏天翔. 莱州海涂海水灌溉下菊芋生理生态特性研究. 植物生态学报, 2005, 29(3): 474-478.

[5] 隆小华, 刘兆普, 蒋云芳, 陈铭达, 王琳. 海水处理对不同产地菊芋幼苗光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 植物生态学报, 2006, 30(5): 827-834.

[6] Zhao G M, Liu Z P, Chen M D, Kou W F. Effect of saline aquaculture effluent on salt-tolerant Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) in a semi-arid coastal area of China. Pedosphere, 2006, 16(6): 762-769.

[7] 薛延丰, 刘兆普. 外源钙离子缓解海水胁迫下菊芋光合能力下降的研究. 草业学报, 2007, 16(6): 74-80.

[8] Xue Y F, Liu Z P. Antioxidant enzymes and physiological characteristics in two Jerusalem artichoke cultivars under salt stress. Russian Journal of Plant Physiology, 2008, 55(6): 776-781.

[9] Zhao G M, Liu Z P, Chen M D, Guo S W. Soil properties and yield of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) with seawater irrigation in North China Plain. Pedosphere, 2008, 18(2): 195-202.

[10] Long X H, Chi J H, Liu L, Li Q, Liu Z P. Effect of seawater stress on physiological and biochemical responses of five Jerusalem artichoke ecotypes. Pedosphere, 2009, 19(2): 208-216.

[11] 王建绪, 刘兆普, 隆小华, 赵耕毛. 海水浇灌对菊芋生长、光合及耗水特征的影响. 土壤通报, 2009, 40(3): 606-609.

[12] 赵耕毛, 刘兆普, 张博, 王建绪. 北方半湿润滨海地区海水养殖废水灌溉菊芋研究. 灌溉排水学报, 2009, 28(2): 9-12.

[13] Long X H, Huang Z R, Zhang Z H, Li Q, Rengel Z, Liu Z P. Seawater stress differentially affects germination, growth, photosynthesis, and ion concentration in genotypes of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Journal of Plant Growth Regulation, 2010, 29(2): 223-231.

[14] Zhao G M, Mehta S K, Liu Z P. Use of saline aquaculture wastewater to irrigate salt-tolerant Jerusalem artichoke and sunflower in semiarid coastal zones of China. Agricultural Water Management, 2010, 97(12): 1987-1993.

[15] Chen Q, Zhang M D, Shen S H. Effect of salt on malondialdehyde and antioxidant enzymes in seedling roots of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(2): 273-278.

[16] Huang Z R, Long X H, Wang L, Kang J, Zhang Z H, Zed R, Liu Z P. Growth, photosynthesis and H^+-ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl-induced stress. Process Biochemistry, 2012, 47(4): 591-596.

[17] Huang Z R, Zhao L, Chen D D, Liang M X, Liu Z P, Shao H B, Long X H. Salt stress encourages proline accumulation by regulating proline

biosynthesis and degradation in Jerusalem artichoke plantlets. PLoS One, 2013, 8(4): e62085.

[18] Long X H, Ni N, Wang L, Wang X H, Wang J X, Zhang Z H, Zed R, Liu Z P, Shao H B. Phytoremediation of cadmium-contaminated soil by two Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) genotypes. Clean-Soil, Air, Water, 2013, 41(2): 202-209.

[19] 冯大伟, 张洪霞, 刘广洋, 靳志明, 刘胜一, 衣悦涛. 黄河三角洲盐胁迫对不同品种菊芋幼苗生长及生理特性的影响. 中国农学通报, 2013, 29(36): 155-159.

[20] Shao T Y, Li L L, Wu Y W, Chen M X, Long X H, Shao H B, Liu Z P, Rengel Z. Balance between salt stress and endogenous hormones influence dry matter accumulation in Jerusalem artichoke. Science of the Total Environment, 2016, 568: 891-898.

[21] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.

[22] 费伟, 陈火英, 曹忠, 刘杨. 盐胁迫对番茄幼苗生理特性的影响. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2005, 23(1): 5-9.

[23] 刘爱荣, 赵可夫. 盐胁迫下盐芥渗透调节物质的积累及其渗透调节作用. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(4): 389-395.

[24] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2003.

[25] 夏天翔, 刘兆普, 王景艳. 盐分和水分胁迫对菊芋幼苗离子吸收及叶片酶活性的影响. 西北植物学报, 2004, 24(7): 1241-1245.

[26] Pang Q Y, Chen S X, Dai S J, Chen Y Z, Wang Y, Yan X F. Comparative proteomics of salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Thellungiella halophila*. Journal of Proteome Research, 2010, 9(5): 2584-2599.

[27] 陈建中, 章镇, 戴剑. 植物蛋白质合成延伸因子. 植物生理学通讯, 2002, 38(4): 406-411.

[28] Bai J H, Liu J H, Jiao W H, Sa R, Zhang N, Jia R Z. Proteomic analysis of salt-responsive proteins in oat roots (*Avena sativa* L.). Journal of the Science of Food and Agriculture, 2016, 96(11): 3867-3875.

[29] Yan S P, Tang Z C, Su W A, Sun W N. Proteomic analysis of salt stress-responsive proteins in rice root. Proteomics, 2005, 5(1): 235-244.

[30] Sharbatkhari M, Shobbar Z S, Galeshi S, Nakhoda B. Wheat stem reserves and salinity tolerance: molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. Planta, 2016, 244(1): 191-202.